植 物 分 类 学 报 39(5):481~488(2001)
Acta Phytotaxonomica Sinica

分支系统学和种系发生种

赵铁桥
(浙江师范大学生命与环境科学学院 金华 321004)

Cladistic systematics and phylogenetic species

ZHAO Tie-Qiao
(*College of Life and Environment Science*, *Zhejiang Normal University*, Jinhua 321004)

Abstract A brief review is given on problems of species conceps in cladistics and evolutionary systematics, and some advances in the study on species problem are introduced. Particularly Nixon and Wheeler's phylogenetic species concept and two procedures of delimitating phylogenetic species—Davis and Nixon's population aggregation analysis and Brower's cladistic haplotype aggregation are reviewed in detail.

Key words Cladistics; Species problem; Phylogenetic species; Population aggregation analysis; Cladistic haplotype aggregation

摘要 简要评述进化系统学和分支系统学的物种概念问题,介绍了关于物种问题研究的一些新进展,特别是种系发生种概念和种系发生种的划定方法——居群聚合分析和分支单型聚合。

关键词 分支学;物种问题;种系发生种;居群聚合分析;分支单型聚合

分支系统学或分支学(cladistics),甚或称为分支论(cladism),是20世纪系统生物学或生物分类学最重大的变革。"分支"有时也译成"支序"。分支学为种系发生(phylogeny)研究提供了逻辑严密的科学方法,使生物分类有可能真正成为达尔文预言的系谱分类。分支系统学早已风靡动物分类学界,影响已及植物分类学。国际系统生物学家协会当今的9位荣誉会员,都是各个分类学派的代表人物,其中4位是分支学家,它的学报《Systematic Biology》近年各期的文章大多与种系发生研究(主要是分支学)有关,现任主编是一位植物系统学者,这还是首次。

物种概念是生物学最基本的概念之一,更是系统和进化生物学的中心概念之一。物种问题是系统和进化生物学的一个极其重要、充满争论但又悬而未决的问题。观念的变革总是深刻影响学科的发展。分支学给物种问题的研究带来了什么?物种问题的研究有什么进展?相信这是我国植物分类学者普遍关心的事情。本文在分支学的立场上就此作简要评述和介绍。

在此先就若干有关术语作点说明。1)以"远态"而不以"近裔性状"指 apomorphy;以"自远态"而不以"自近裔性状"或"近裔自征"指 autapomorphy;以"同远态"而不以"共近裔性状"或"近裔共性"指 synapomorphy。2)以"近态"而不以"近祖性状"指 plesiomorphy;以"同近态"而不以"共近祖性状"或"近祖共性"指 symplesiomorphy。理由我曾有所述及(赵铁桥,1995)。详细辨析讨论将需要较多篇幅,拟另行撰文专述。

2000-07-17 收稿,2001-06-19 收最后修改稿。
基金项目:国家自然科学基金(No.30070102)。

1 进化系统学和物种概念

物种或种的英文 species 原是拉丁文名词,据说衍生自动词 specere,意为查看(Nixon & Wheeler, 1990)。Species 的字面意思是看着不同的东西。在生物学的最简单意义上,它是关于特定种类生物学实体的一个术语,即生物种。这种认识在进化论之前是适宜的,因为动植物种和非生物种一样被认为是神创的。达尔文进化论问世后,物种概念相对未变。物种概念问题的历史是相对独立于分类学历史的。人们广泛接受了进化论,转而以进化过程解释物种。进化过程研究的进展积累成"新系统学"(New Systematics)。

新系统学不是一种特殊技术,而是一种观点、一种态度或者一种分类哲学。它开始于20世纪20年代,作为对前一时期许多分类学家的唯名论的、模式论的和彻底非生物学的途径的抗争,经历30年代,形成一场明显的新运动,而以非分类学家 Julian Huxley (1940)主编的同名著作冠名,延续整个40年代。在系统和进化生物学的历史上,这30年是一个十分重要的时期。进化学者开始把物种理解为进化的终末产物,在遗传学和居群生物学进展的基础上,主要在1937~1948年完成了进化的综合,奠定了综合进化论。进化过程的解释在分类学和物种概念上获得了十分重要的地位。在分类学理论发展上,这是"居群系统学"时期(Mayr, 1969)。在物种概念上,出现了 Dobzhansky 的遗传种概念和 Mayr 的生物学种概念。新系统学家们认为一切有机体都作为居群的成员出现于自然界,他们研究有机体的生物学品性而非死标本的静态性状,使用尽可能多种的性状,生理的、生化的、行为的性状还有形态性状都利用,采用新技术测量标本,也记录叫声、进行化学分析和做统计和相关计算。在动物分类上,种内变异的分析、种下分类和进化研究曾被称为小分类学,被视为种分类的最后或最高水平(Mayr, 1982, 1969)。在植物分类上,Turesson 开创的自然居群的遗传和生态变异的研究、生态种和生态型的划分,终于发展成遗传生态学或 biosystematics,而植物分类学家在引入实验方法和染色体研究上显然比动物分类学家更早和更广泛。Biosystematics 也被称为物种研究的最后阶段,后来也被认为或称为进化分类学或进化系统学,且接受了生物学种的多型种并划分亚种。总之,物种被视为与种上、种下的分类群不同,物种不仅是进化的结果而整体真实存在,而且作为基因库以直接方式在进化过程中起作用,其它分类群被当作人为的和主观的。物种概念和物种形成密切相结合,越来越根据进化过程的假设或模型,越来越远离饰变传衍(descent with modification)的种系发生(Nixon & Wheeler, 1990; de Queiroz & Donoghue, 1990)。

新系统学对分类学的重要贡献主要在小分类学,即种级和种下分类,而对大分类学即种上分类贡献有限,并且在一定意义上拖延了大分类学的发展。因为高级分类群的识别和组成更高级分类群的标准,在不同有机体组群中参差不一,甚至在同一大分类群中,不同作者也可以选取不同的检索(或关键)性状(key characters),提出各不相同的分类系统,而且只说自己的系统比较好,却没有为什么比较好的恰当证明。Warming (1895), Rendle (1925), Hutchinson (1926)和 Wettstein (1935)就先后对蓼目 Polygonales-Polygoniflorae 作出各不相同的处理(见 Huxley, 1940)。20世纪前半期,大分类学跌入了低谷。1957年在瑞典乌普萨拉的纪念林奈诞生250年的系统生物学学术讨论会上,宣读了29篇论文,其中大分类学研究论文只有4篇。大分类学如此衰落有多种原因,其一是概念混乱,主要是不

清楚究竟是分类根据种系发生，还是种系发生根据分类。Mayr(1982)承认这个问题近来才清楚了，澄清概念混乱的是分支系统学，主要归功于Hennig。

20世纪50年代，系统生物学开始进入一个新时期。这是一个重新全面审查分类学原理和方法论的时期。全面审查是在不同学派激烈争论中进行的。1950年Hennig就提出了自己的种系发生系统学，到1966年后才对系统生物学界产生重大影响，后来形成分支系统学派。1956年开始出现数值分类研究论文，Sokal和Sneath 1963年出版了《数值分类学原理》，标志数值分类学派初步形成，该学派后来也被称为数值表相学或表相学(phenetics)。两个新学派都把新系统学算作传统分类学，并尖锐批评传统分类学原理和方法的缺陷。相对保守原有分类学观点而又关心理论的分类学者们反对分支学和表相学，都把自己算作进化系统学者。因此进化系统学实质上是异质的，包括了一系列不同的观点，并不是由单一理论体系联合起来的一种方法或系统。一般认为进化系统学的代表是对新系统学和综合进化论做出积极贡献的著名系统学家Mayr和Simpson，所以也有Mayr-Simpson学派之称，但这对二人都不公正，因为他们在许多方面大不相同。例如在物种概念问题上，虽然他们都把种概念同物种形成过程联系起来，然而Mayr的物种是众所周知的生物学种，强调异域物种形成，Simpson的物种是进化种(evolutionary species)，定义是"进化种是各自从其他传代线进化的传代线(lineage)(居群的祖裔系列)，有它自身的独特进化作用和趋向"(Simpson, 1961)，强调异时物种形成。进化系统学者们有两点共同：一是都既否定表相学又否定分支学；二是都接受并系群为有效的和有意义的自然分类群，可是接受的依据大相不同。有人认为Simpson (1961)的著作是进化系统学的顶峰，它总结了已往百年进化分类的实践，标志了并且或许促进了把进化理论传统地应用于分类的终结。Mayr对进化系统学的推进集中在对有机体总体生物学的评价上，从Julian Huxley的著作中采用了普遍适应性水平，因而一定程度上偏离了传统进化理论(Nelson & Platnick, 1981)。进化系统学派好象有自己的独特理论，既要系谱传衍分枝又要表相相似性，却没有自己独特的、逻辑一致的方法论，因此也被称为折衷或综合学派。从50年代到70年代末，进化系统学在系统生物学上居主导地位。70年代末、80年代初，随着现代分支学派的形成，出现了鼎足三分之势。时至今日分支系统学渐趋主导，许多进化系统学者也容忍甚至接受了分支分析，以避免最终诉诸权威决定。新系统学对分类学的贡献集中在小分类学上，进化系统学是新系统学在新时期的继承和发展，它与分支系统学的论战重点在大分类学上，即种以上水平的自然分类和自然系统问题。

2 分支系统学与物种概念问题

Hennig在传统的单源(单系 monophyly)中区分了严格的单系和并系，只承认一个共同祖先和它的全部后裔组成的单系群才是自然类群；提出同源性状中有远态、近态之别，后裔种的同源性状则有自远态、同远态和同近态之分，远近是以共同祖先为标准的；指出同远态是单系群的表征或定义性状，通过识别后裔的同远态，可以推断它们有最近共同祖先，发现同远态即是发现单系群，只有单系群才有资格称为自然类群和自然分类群。分支分析即是种系发生分析，分支分析是研究性状的同源(homology)、排除同塑(homoplasy，或译同形或同型，含趋同和平行)、分析远态与近态、自远态、同远态与同近态的种系发生信

息分布格局的科学方法,逻辑严格一致而有效。发现不同层次、层层套叠的同远态,即是发现不同层次、层层套叠的单系群(Hennig, 1966)。分支学于是阐明了既非种系发生根据分类,也非分类根据种系发生,种系发生和分类都根据在自然界中发现自然类群的研究,而分支学正是在自然界中发现自然类群的研究程式(Nelson, 1989)。现代分支学或革新分支论(transformed cladism)坚持了Hennig的基本原则,简化了他的原理,避免了他原著中的弱点。分支学断然拒绝承认以同近态为表征的并系群是自然类群和自然分类群。正是拒绝还是接受并系群,始终是分支系统学和进化系统学的分水岭和试金石。进化系统学者起初强烈反对分支学的单系,拒绝其并系划分,批评分支分析并否定其远态与近态的一系列术语,而且按照他们自己的习惯和理解,采用了一套符合进化系统学的术语来替代。尔后进化系统学派退而接受分支学的单系,并采纳了分支分析乃至远态与近态等系列术语,区分了并系群,对并系群不予拒绝却力加维护。随着分支系统学的推广并日渐成为主导,进化系统学派又更多地强调自远态的差异性而捍卫(进化分)级(grade),成为分级论(gradism),始终如一的是兼顾相似性、承认并系群。关心(分)级和分级论者,请参阅周明镇等(1983)、Mayr(1982)、Nelson和Platnick(1981)、Wiley(1981)、Rosen (1974)。

Hennig (1966)区分和图示了有机体的种系发生、生育发生(tokogeny)和个体发生(或个体发育 ontogeny)三种关系,赵铁桥(1995,图1)曾予以引用。种系发生是种群(species group)内成员种间的关系,分属于种,是种的种系发生关系;生育发生是种内成员个体之间的关系,分属于个体,是个体的生育发生关系;个体发生是个体的不同发育阶段之间的关系,分属于各阶段的个体(载征体 semaphronts),是载征体的个体发生关系。一定载征体的总和是个体;载征体、个体、种和种群都是有机体。个体发生、生育发生和种系发生都属于有机体(Nelson, 1989)。作为自然类群的发现程式,分支学研究种和高级分类群的种系发生关系,致力于高级分类群而非种和种下的分类,种及与之俱来的所有问题不是它所主要关心的,而大多数进化模型是在种或亚种级冲击系统学,因此分支学的发展能长期摆脱有关进化模型论争的困扰。同远态的识别即是单系群的识别,种系发生同源性状格局分析是分支分析的精髓。进化模型是过程的假设,过程造成格局,是格局的制造者,重要的是格局,过程可以置于一旁(Nelson, 1989)。

广泛接受分支系统学产生了一种要求,要求决定适合分支分析的最小单位。因此应当重新评估物种的逻辑基础,评估要联系系统学和分支学的主旨和需要。系统学者在描述、命名和分类生物种类之外,必定要识别能进行分支分析的生物学实体。种系发生关系是种和种群之间的关系。种群由种组成,如果种界定得太宽,就会丢失不少分支定解(resolution)的机会;如果界定得太窄,分支定解结果将变成虚假,因为结果是基于居群内部多态的特性,不是基于种系发生信息性状,特性只是生育发生的信息属性。物种的概念和界定不应该依靠有关进化过程的模型或假设,过程假设同简约(parsimony)原理矛盾,妨碍分支分析(Nixon & Wheeler, 1990)。

分支学者使用过生物学种、进化种、结间(internode)种,提出了单系种或自远态种和种系发生种概念。

Hennig的物种概念是生物学种概念,至少是同它密切有关和部分建立在潜在繁殖的基础上,即通过繁育障碍划定种。潜在互配繁育通过绝灭的祖先居群联系了全部有性个

体,甚至来自不同生物学种的个体。因此,根据互配繁育在一个系统中划分物种的起始和终结是人为的,并且背离所依据的标准。Hennig 把物种的寿命限制在分支图的结间或种系树的节间,作为方法论的约束,一个物种从一次分裂始,至另一次分裂终(必须绝灭)。在分支图上分枝线的交叉点叫做结点,两个结点或一个终端与结点之间的分枝线叫做结间。一个结间在种系发生上解释为一个种,即所谓结间(或节间)种。Brundin(1988)赞成Hennig,并且紧密结合周域种形成方式去解释生物地理分布。Hennig (1966)曾给出一种瘦足蝇科昆虫的 5 个异域亚种的分支图,作为例子说明分支分析可以应用于生物地理学研究。尔后分支学者明确主张应当把异域亚种视为独立的物种(McKitrick & Zink, 1988; Nelson & Platnick, 1981)。

Wiley (1978)改进了 Simpson (1961)的进化种定义,赵铁桥(1995)和钟扬等(1994)曾详细介绍。其缺点是与物种形成过程的联系太多太密切(Chandler & Gromko, 1989)。Wiley (1981)主张物种凭其实在性就是先验地单系的,即因为物种在自然界真实存在,所以是单系的。问题是如果物种和单系群以不同方式存在,物种就可能不是单系的(de Queiroz & Donoghue, 1990)。单系群总是以后裔姐妹群方式存在,共同祖先绝灭了;物种的真实存在可能有不同方式,比如祖先居群与后裔居群同时存在,也可能以多个姐妹后裔居群的方式存在,甚或祖裔居群同时存在而个别后裔居群绝灭了。如果种 A 的两个亚种或居群 A_1 和 A_2 与种 B 的分支格局呈现为(A_1,(A_2,B)),那么种 A 就将是并系的。

自远态种概念强调个体(individual)种的单系性(de Queiroz & Donoghue, 1990)。类元的个体性(individuality)是哲学在分类逻辑学和本体论方面的一个重要贡献(Mayr, 1982)。自远态种以存在自远态为种的标志。然而,把物种作为最小的自远态单位,就无法识别不具自远态的物种(Hennig 的基干种——stem species)。要识别所有的物种,就需要一个祖先种的二后裔种都出现再生(向上发生或前进演化,anagenesis)的趋异格局。从种系发生观点看,物种是种系发生的终末产物;从分支学观点看,物种是要分析的分枝上不可分的元素。自远态种从这两方面看都成问题(Nixon & Wheeler, 1990)。

3 种系发生种概念

许多位分支学者提出种系发生种概念,所定义的种系发生种概念表达独特的性状分布格局,与祖裔关系的见解一致。定义有多个,笔者曾一一引述(赵铁桥,1995),这里只引述较受欢迎的 Nixon 和 Wheeler (1990)扩充的种系发生种定义:“种系发生种是(有性的)居群的或(无性的)传代线的最小聚合,能凭可比个体(载征体)独特的性状状态集合鉴别”。

这样的物种概念同鉴别分支方法可分析的最小传代线(smallest lineages)的目标相容,它们是可鉴别的种系发生历史的终末产物,满足分支分析假设要求的对象,狭义的分支分析是根据对象的内在属性把对象安排进套叠的阶层制(等级制 hierarchy)。从进化角度看,概念同目前识别的各种物种形成过程、包括有性繁殖种及无性种或无性系种的各种物种形成方式相容。定义强调了阶层性质的种系发生格局与非阶层性质的生育发生格局的区别;能为种系发生种作为按性状而非特性划定的实体、作为跨越不同种系发生组群的可对比物种提供识别。性状属于种系发生,稳定地见于终端传代线的所有可比个体,性状状

态用于性状转化,转化意味着性状稳定,转化联系着固定,固定是进化变化的末一步,性状是居群间不变的属性。特性属于生育发生,可变地分布于有性居群内,特性用于突变,突变是进化变化的第一步,等位基因是特性的例子。性状和特性都是有机体的可遗传属性。

种系发生种也是单位种概念,一致地适用于各种高级分类群,可用来计数它们各含多少个种和对无性分类群和有性分类群作比较。种系发生种概念澄清了种系发生和生育发生、大进化和小进化、稳定性状和可变特性、高级分类群和居群、单系群和表相类聚、系统学和居群生物学之间的概念区别,物种是种系发生上不可分的元素,处在上述各对概念接合部的独特实体(Nixon & Wheeler, 1990)。

4 种系发生种划定——居群聚合分析和分支单型聚合

Davis 和 Nixon(1992)在探讨居群、遗传变异和种系发生种的划定问题时,一开始就提出了不要混淆分支分析和种系发生分析的忠告。分支分析的数值程序总是会产生终端间关系的阶层制格局,即使终端间的关系不是阶层制的也一样会表现为阶层制的。分支分析本身不发生逻辑错误,把无论什么分支格局都错误地解释作体现种系发生传衍关系就发生逻辑错误。这值得注意,尤其在以植物变种或亚种和居群或作物品种为终端分类群尝试分支分析时要注意。划分的物种"太小"就可能不是独立种,不是最小的种系发生单位,而是种下组群,它们与种下分类群一样,有非阶层制的生育发生关系,没有阶层制的种系发生关系。对种内关系作种系发生阐释或分析是错误的。

他们论证"种系发生种的发现,不能使用包容性小的终端进行种系发生分析",采用备择性状在不同居群系统中固定的标准,提出使用等位酶资料经验地鉴别种系发生种的方法——居群聚合分析(population aggregation analysis, PAA), 步骤为:

1)将有机体逐一指定作地方居群的代表;

2)逐一鉴定有机体的属性,用于居群间比较;

3)用表列出地方居群内有机体代表的属性,显示各居群的属性概貌;

4)比较居群间的属性概貌,逐一划分属性,居群间有固定差别的属性划作性状,居群间无固定差别的属性划作特性;

5)把不被性状区分的居群的系统,聚合成单一种系发生种,并且把被性状区分的居群的系统,分成不同的种系发生种。

Brower (1999)讨论了以 DNA 序列资料划定种系发生种问题,批评 PAA 程式丢失许多种系发生信息和未能以分支学的简约原理严格检验初始假设,然后作为对 PAA 的改进提出鉴别终端类元的新方法——分支单型聚合(cladistic haplotype aggregation, CHA), 程式如下:

1)将个体有机体逐一鉴定作指定地方居群的代表;

2)鉴定个体有机体的 DNA 序列(单型)用以比较;

3)用表列出地方居群内代表有机体的单型以展现各个居群的单型概貌;

4)把共有同样单型的居群的系统聚合成单一种系发生种;

5)进行单型的分支分析以检验剩下未聚合居群的结构;

6)将拓扑上分明的居群的系统分成不同的种系发生种。

可以用传统的有根分支图进行 CHA，此时图示为斯坦纳树，所观察的全部实体都放在分枝顶端。或者用无根网络，此时图示为最小生成树，象通常表示 mtDNA 的单型网络那样。CHA 不是根据远态，而是根据固定的性状状态的差异，因此如果各个居群的所有成员单型都加入无根网络的一个连通部分，由简约推断为性状状态转化的单一分枝，代表它同各个其他居群分开，各个居群就各是一个种系发生种。网络的这些部分各代表种系发生种，不论它们是否由同远态鉴别。CHA 的分支分析并不意味着种系发生，宁可说是代表经验归组的简约格局，格局确证或者否定种界线的特定先验假说。居群或居群组群由单一分枝与其他居群或居群组群连通，其他居群或居群组群也这样由单一分枝连通，这样的居群或居群组群之间的关系可以简称为分明的(distinct)，于是根据手头的经验证据，物种是分明的，而居群不是分明的。要注意一个分明的种系发生种在网络上可能连通多个其他种，只要各由单一分枝连通它们各个就行(图 1)。相反，如果在网络上一个组群被别的组群分裂开，那就否定了两个推想的种系发生种间的分明性(distinctness)的假说。这样，分明性就象从网络上逐个剪下种系发生种。如果一个居群的多个个体，能够在依次剪断的过程中，在任何一点上只要剪一次就从网络上剪断，该居群可以鉴定为一个种系发生种。有的种只能在别的种剪掉之后剪断，这不影响它们在种系发生上分明的实体地位。图 1 是重绘的 Brower (1999)的假设例示图。

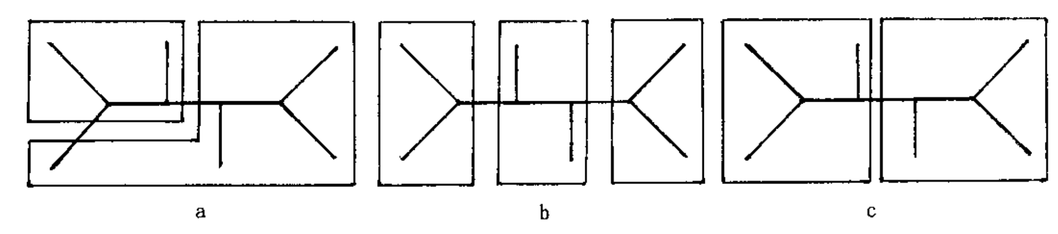


图 1　示分支单型聚合分析的三个假设例子 (依 Brower (1999,图 1)重绘
3 个子图 a,b,c,都是 6 个单型的无根最小生成树(无根网络)，拓扑结构相同，示种系发生种的三种不同划分。1a 示两个种的假说被否定，左上角小方框表示的种不是单系的种，而是并系的种，因为作为单系的种成员之一的左下角那个单型被分裂到右大方框中去了；右大方框表示的种也不是单系的种，而是多系的种；两者都不能确证为单系的种系发生种；1b 示三个种的假说被确证，左右二方框各是一个单系的种，各能从网络上一剪剪断，中间的方框也是一个种系发生种，要在剪下左方框或右方框之后才能一剪从网络上剪断；注意它与左右方框各仅一条分枝相连通；它可能是一个基干种。1c 示两个种的假说被确证，左右方框各为单系的种。

Fig.1　Three hypothetical examples of cladistic haplotype aggregation analysis. Redrawn from Brower (1999, Fig.1, p. 202). Figs 1a, 1b and 1c are 3 unrooted minimum spanning trees (unrooted networks) of same topology for 6 haplotypes, and show 3 different hypotheses of grouping the haplotypes into phylogenetic species, refuted or corroborated, respectively. Fig 1a shows that the hypothesis of grouping into 2 species is refused. The species represented by the smaller polygon on the upper left is not monophyletic but paraphyletic, because one of its 3 – member haplotypes, the terminal on the lower left, is splitted off and grouped into the other species, represented by the larger polygon on the right and lower, which is also not monophyletic but polyphyletic; neither can be corroborated as phylogenetic species. Fig 1b shows that the hypothesis of grouping into 3 species is corroborated. Both the left polygon and the right polygon are phylogenetic species monophyletic, either can be prunned off the network with a single cut, and the middle polygon is also a phylogenetic species, which can only be prunned off with a single cut after either the left or the right has been prunned off. Note the middle connected to the left or the right only by one branch, respectively, and it may be a stem specis. Fig 1c shows that the hypothesis of grouping into 2 species is corroborated; both the left polygon and the right polygon are phylogenetic species monophyletic.

Brower 还以假设数据、他自己的和别人的已发表的 mtDNA 序列经验资料，对 PAA 和 CHA 作了种系发生对比分析。比较的结果表明，两者在背景知识假说及其可证伪性上相等，在对比较完整数据的信息量提供比较透彻的评价上，CHA 优于 PAA。他认为，种系发生和生育发生间的硬杠只有作为经验的关系才同样可检验，作为形而上的(metaphysical)或极抽象的东西不可检验。因此要根据证据的简约解释，经验地决定物种的划定，只有这

样,分支学者才能摆脱物种边界模糊性(fuzziness)的困境。

分支系统学为物种划分问题提供了单系性、套叠同源格局、分支分析和简约检验。物种应是单系的,不应是并系或多系的,单系种才是种系发生分析的最小单位。物种的划定要考虑同源性状格局、结合分支分析并进行简约检验。

物种问题,物种概念和定义问题的争论在继续,近来人们主要关心单系性、个体性和划定问题(Baum, 1998)。分支系统学对物种二名制提出了挑战,二名制面临逐渐废弃的可能,动植物和微生物的现行命名法将不得不作出重大改变,新的生物命名法正在酝酿之中(Cantino *et al*., 1999)。

参 考 文 献

周明镇,张弥曼,于小波等,1983. 分支系统学译文集。北京:科学出版社

赵铁桥,1995. 系统生物学的概念和方法. 北京: 科学出版社

Baum D A, 1998. Individuality and the existence of species through time. Syst Biol, 47(4):641 ~ 653

Brower A V Z, 1999. Delimitation of phylogenetic species with DNA sequence: a critique of Davis and Nixon's population aggregation analysis. Syst Biol, 48(1): 199 ~ 213

Brundin L, 1988. Phylogenetic biogeography. In: Myers A A, Giller P S eds. Analytical Biogeography: an Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distribution. London: Chapman & Hall. 348 ~ 369

Cantino P D, Bryant H V, de Queiroz K *et al*., 1999. Species name in phylogenetic nomenclature. Syst Biol, 48 (4):790 ~ 807

Chandler C R, Gromko M H, 1989. On the relationship between species concept and speciation process. Syst Zool, 38: 116 ~ 125

Davis J I, Nixon K C, 1992. Populations, genetic variation, and the delimitation of phylogenetic species. Syst Biol, 41: 421 ~ 435

de Queiroz K, Donoghue M, 1990. Phylogenetic systematics and species revisited. Cladistics, 6: 83 ~ 90

Hennig W, 1966. Phylogenetic Systematics. Urbana: Univ Illinois Press

Huxley I, 1940. New Systematics. (胡先骕等译,1964. 新系统学. 北京:科学出版社)

Mayr E, 1982. The Growth of Biological Thought. Cambridge: The Belknap Press of Harvard Univ Press

Mayr E, 1969. Principles of Systematic Zoology. New York: McGraw-Hill

McKitrick M C, Zink R M, 1988. Species concept in ornithology. The Condor, 90(1):1 ~ 14

Nelson G, 1989. Cladistics and evolutionary models. Cladistics, 5: 275 ~ 289

Nelson G, Platnick N I, 1981. Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance. New York: Columbia Univ Press

Nixon K C, Wheeler Q D, 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. Cladistics, 6: 211 ~ 223

Rosen D E, 1974. Cladism or gradism? a reply to Ernst Mayr. Syst Zool, 23 (4): 446 ~ 451

Simpson G G, 1961. Principles of Animal Taxonomy. New York: Columbia Univ Press

Wiley E O, 1981. Phylogenetics. New York: John Wiley

Wiley E O, 1978. The evolutionary species concept reconsidered. Syst Zool, 27(1): 17 ~ 26

Zhong Y(钟扬), Li W(李伟), Huang D-S(黄德世), 1994. The Theories and Methods of Cladistics. Beijing: Science Press

(责任编辑 白羽红)